

Biogeografía de *Macromischa* (Hymenoptera: Formicidae) en Cuba.

Biogeography of Macromischa (Hymenoptera: Formicidae) in Cuba.

Jorge Luis Fontenla

Instituto de Ecología y Sistemática, Academia de Ciencias de Cuba, Carretera Varona, Km 3 1/2, Código Postal 8010, Apdo. Postal 10800, La Habana, Cuba.

Resumen

Se analiza la distribución geográfica de los grupos morfológicos de *Macromischa*, con énfasis en Cuba, y se realiza la posible interpretación de los patrones observados. El género se distribuye por Centroamérica, Sur de los Estados Unidos, Bahamas, Bermudas, Islas Virgenes y las Antillas Mayores excepto Jamaica. Cuba constituye el principal centro de diversificación del género, con 41 de las 69 especies descritas y 10 de los 13 grupos morfológicos reconocidos. Los patrones biogeográficos y evolutivos observados aparentan ser una consecuencia de los procesos vicariantes que se desarrollaron durante el Terciario y el Pleistoceno en las Antillas Mayores. La dispersión parece haber jugado solo un pequeño papel, sobre todo dentro de las islas.

Abstract

Geographic distribution of morphological groups of *Macromischa*, with emphasis in Cuba, and the possible interpretation of the observed patterns, are analyzed. The genus is distributed by Middle America, South of the United States, Bahamas, Bermudas, Virgin Islands and the Great Antilles, with the exception of Jamaica. Cuba is the main diversification center with 41 of 69 described species, and 10 of 13 recognized morphological groups. The observed biogeographical and evolutionary patterns could be a consequence of the vicariant events that affected the Great Antillas history during Tertiary and Pleistocene. Dispersal has played only a little role, mainly within-islands.

Palabras clave: biogeografía, Formicidae, *Macromischa*, Cuba, Antillas, dispersión, vicarianza.

Key words: biogeography, Formicidae, *Macromischa*, Cuba, Antillas, dispersal, vicariancy.

INTRODUCCIÓN

Las hormigas del singular género *Macromischa* conforman el grupo más notable de la mirmecofauna cubana. Este género ha sufrido una intensa especiación en Centroamérica; pero sobre todo en las Antillas Mayores, donde Cuba representa el principal núcleo evolutivo, con 41 de las 69 especies descritas. Estas hormigas comprenden 25,6% de las especies cubanas conocidas y 49,3% de sus endemismos. Muy poco se conoce sobre de la biología del grupo y, hasta el presente, no se han realizado análisis globales que consideren sus relaciones filogenéticas y biogeografía.

Macromischa constituye un grupo heterógeno. Entre sus características más generalizadas, aunque no presentes en todas las especies, resaltan los reflejos metálicos en la coloración, microescultura tegumentaria desarrollada, postpeciolo campaniforme y un peculiar alargamiento del cuerpo y el peciolo. Las patas muestran los femures y en algunos casos también las tibias, distintamente engrosados.

Los caracteres aludidos son muy variables; de manera que algunas especies, como las de los grupos *versicolor* y *purpuratus*, representan extremos en cuanto al desarrollo de las características “macromiscoides”, mientras que en otras apenas aparecen esbozados, como ocurre, sobre todo, en las especies del grupo *pulchellus* (vease BARONI-URBANI, 1978).

Un grupo de especies construyen entradas tubulares a los nidos, las cuales tienen aspecto de cartón y tienen cierto revestimiento de seda, lo que representa una peculiaridad prácticamente única entre los mirmicinos.

WHEELER (1931) consignó ocho hábitos de nidificación para el género, que se podrían resumir como sigue: 1) terrícolas hipogeas: construyen los nidos directamente en el suelo. Este hábito es típico de las especies de menor talla y rasgos macromiscoides menos marcados. 2) terrícolas epigeas: construyen los nidos en troncos caídos, madera en descomposición u otros refugios. 3) arborícolas: nidifican en cavidades de tallos o ramas, bajo corteza o asociadas a epífitas. 4) petrícolas cársicas: nidifican en cavidades de rocas cársicas, generalmente en formaciones montañosas o farallones; construyen una entrada de cartón al nido en forma tubular y revestida de seda.

Algunas especies desarrollan más de un hábito de nidificación. Hasta el momento, se conocen especies que pueden ser indistintamente terrícolas epigeas y arborícolas, como *M. squamifer*.

MANN (1920) y WHEELER (1931) estructuraron una clasificación infragenérica, erigiendo los subgéneros *Croesomyrmex*, para especies con caracteres macromiscoides desarrollados y epinotum inerme; *Macromischa*, con rasgos macromiscoides desarrollados y epinotum con un par de espinas y *Antillaemyrmex*, para el grupo de especies con hábitos terrícolas hipogeos y morfología más generalizada. Esta clasificación no es aceptable, debido a un amplio solapamiento de caracteres morfológicos y conductuales, sobre todo en los dos primeros subgéneros. En ambos grupos existen especies petrícolas cársicas, comportamiento que es posible considerar como muy derivado para presuponer una evolución difilética.

La posición taxonómica de todo el grupo es conflictiva. BARONI-URBANI (1978) clasificó a *Macromischa* como un subgénero dentro de *Leptothorax*, criterio apoyado por SNELLING (1986). WILSON (1988) y HOLLDÖBLER Y WILSON (1990), las trataron como género independiente, consideración que es seguida en el presente trabajo.

BARONI-URBANI (1978) distinguió 12 grupos morfológicos dentro de su subgénero *Macromischa*, los que resultan operativos para realizar análisis comparativos y son los siguientes: *allardycei*, *creolus*, *gibbifer*, *gundlachi*, *isabellae*, *pastinifer*, *pulchellus*, *punicans*, *purpuratus*, *sallei*, *squamifer* y *versicolor*. Recientemente, FONTENLA (en prensa a), describió un decimotercer grupo, *naylae*.

Como BARONI-URBANI (1978) ha hecho notar, algunos de estos grupos son muy homogéneos morfológicamente; pero otros, como *pulchellus* y *sallei*, bien pudieran ser gru-

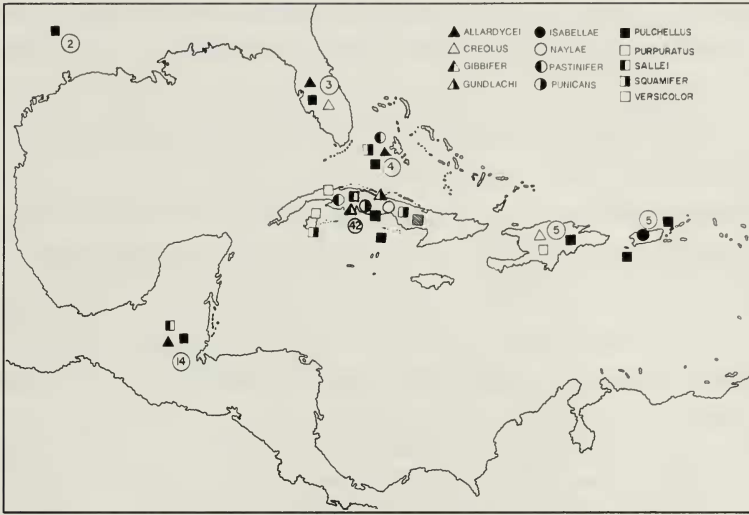


Fig. 1. Distribución geográfica de los grupos morfológicos de *Macromischa*. Número de especies de cada isla o área dentro de los círculos.

Fig. 1. Geographic distribution of morphological groups of *Macromischa*. Species number of each island or area inside circles.

pos parafiléticos. Tanto BARONI-URBANI (1978) como WILSON (1988) han sugerido que las especies que se agrupan bajo *Macromischa* constituyan en realidad un grupo polifilético.

A pesar de la revisión de BARONI-URBANI (1978), es evidente, como el propio autor sugiere, que la situación taxonómica del grupo dista de estar esclarecida. Por otra parte, se desconocen los límites distribucionales precisos de muchas especies. Por lo tanto, en el presente artículo se analiza solo con un enfoque muy preliminar y general las características de la biogeografía del género, sobre todo a nivel de grupo morfológico, con énfasis en su distribución en Cuba.

Debe tenerse en cuenta que la carencia de filogenias propuestas oscurece la objetividad de los análisis corológicos. De este modo, los patrones que se sugieren no deben ser tomados como concluyentes hasta que el mayor conocimiento de la taxonomía y la filogenia de este fascinante grupo de insectos permita arrojar mayor luz sobre sus relaciones.

Las distribuciones de las especies se tomaron de BARONI-URBANI (1978); DEYRUP Y TRAGER (1986); DEYRUP, CARLIS, TRAGER Y UMPHREY (1988) y de la revisión de la colección entomológica del Instituto de Ecología y Sistemática de la Academia de Ciencias de Cuba.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El género *Macromischa* se distribuye por Centroamérica, S de E.E.U.U., las Bahamas y Las Antillas, donde se encuentra en el archipiélago cubano, La Española y Puerto

Rico, incluyendo algunas de sus islas satélites. Una especie, *M. pastinifer*, se ha colectado en las Bermudas. No se conoce la presencia del género en Jamaica, Islas Caimán ni en las Antillas Menores (Fig. 1).

El principal núcleo de especiación y endemismo es Cuba, con 41 especies, (Apéndice 1), seguida desde lejos por Centroamérica, La Española, Puerto Rico, E.E.U.U. y Las Bahamas.

Los grupos morfológicos con distribución más amplia y mayor número de especies son *pulchellus* y *sallei*. El primero se encuentra en todo el areal distribucional del género, mientras que *sallei* se distribuye por Centroamérica, Cuba y La Española. *Allardycei* está restringido al continente, *creolus* a La Española e *isabellae* a Puerto Rico (Tabla 1).

En Cuba viven el resto de los grupos, de los cuales cinco son exclusivos de la isla. El grupo *squamifer* es compartido con las Bahamas, *pastinifer* con Las Bahamas-Bermudas y *gundlachi* con E.E.U.U.

La comunalidad de especies entre las diferentes áreas es muy baja. Cuba y Las Bahamas comparten *M. androsanus* y *M. pastinifer*, la cual también vive en las Bermudas y tal vez en La Española. *M. subditivus* se distribuye por Centroamérica y el S de E.E.U.U. mientras que *M. torrei* y *M. wheeleri* se encuentran en Cuba y la Florida.

No existen especies compartidas entre Centroamérica y las islas. Como se ha señalado con anterioridad, estas áreas comparten dos grupos morfológicos. *Pulchellus* puede considerarse como el grupo con características morfológicas más generalizadas; es de-

Grupos	CAM	USA	CUB	ESP	PRI	BAH	BER	VIR
<i>allardycei</i>	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>creolus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>gibbifer</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>gundlachi</i>	0	1	6	0	0	0	0	0
<i>isabellae</i>	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>naylae</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>pastinifer</i>	0	0	4	0	0	1	1	0
<i>pulchellus</i>	8	3	4	2	1	1	0	1
<i>punicans</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>purpuratus</i>	0	0	6	0	0	0	0	0
<i>sallei</i>	6	0	4	2	0	0	0	0
<i>squamifer</i>	0	0	9	0	0	1	0	0
<i>versicolor</i>	0	0	6	0	0	0	0	0

Tabla 1. Número de especies por grupos morfológicos en las áreas de distribución de *Macromischa*. Centroamérica (CAM), Territorio sureste de los Estados Unidos y La Florida (USA), Cuba (CUB), La Española (ESP), Puerto Rico (PRI), Bahamas (BAH), Bermudas (BER), Islas Vírgenes (VIR).

Table. 1. Species number of morphological groups in the distributional areas of *Macromischa*. Middle America (CAM), Southeast of USA and Florida (USA), Cuba (CUB), Hispaniola (ESP), Puerto Rico (PRI), Bahamas (BAH), Bermudas (BER), Virgin Islands (VIR).

cir, presenta los rasgos macromiscoides menos desarrollados y las especies son terrícolas hipogeas, hábito primitivo. *Sallei* es un grupo heterógeno morfológicamente y con hábitos de nidificación fundamentalmente arborícolas.

En Cuba se destacan varios núcleos de especiación primarios o con endemismo local (Fig. 2). En la región occidental se observan dos de estos núcleos: la cordillera de Guaniguanico y las alturas de las provincias de la Habana y Matanzas. En la región central se encuentra el núcleo de Guamuhaya y en la oriental se definen tres, la Sierra Maestra, el macizo de Nipe-Sagua-Baracoa y la costa cársica de Santiago de Cuba-Maisí. El N de la Isla de la Juventud y la Península de Guanahacabibes carecen de endémicos locales, por lo que pueden considerarse como núcleos satélites.

Los núcleos más importantes son los de Guaniguanico y Sierra Maestra, los cuales coinciden con algunos de los terrenos emergidos más antiguos de Cuba (ITURRALDE-VINENT, 1988) y son centros de evolución y especiación muy importantes de la biota cubana (SAMEK, 1973; CRUZ, 1989; BORHIDI, 1992).

La mayoría de las especies de *Macromischa* se encuentran restringidas a estos núcleos de evolución. Las del grupo *pulchellus* se localizan en otras áreas, lo que puede ser una consecuencia de su ecología más generalizada. Algunas especies, como *M. schwarzi* y *M. pastinifer*, se distribuyen fundamentalmente por zonas costeras cársicas, lo que debe haber facilitado su dispersión debido a lo extendido de este tipo de costas. Esta última especie es la de más amplia distribución dentro del género. Otras, como *M. myersi*, *M. manni*, *M. squamifer* y *M. wheeleri* se han encontrado en áreas excéntricas a sus probables centros primarios de evolución, lo que puede interpretarse en el sentido de una dispersión de estas especies hacia zonas con características ambientales adecuadas, o tal vez como distribuciones relictas de un areal distribucional más amplio originalmente.

El grupo *versicolor* tiene una distribución occidental (Fig. 3) y *gundlachi* occidental-central, con una especie *M. gundlachi*, con distribución disyunta Guaniguanico-Cabo Cruz. *Punicans* y *naylae* se encuentran en el núcleo Nipe-Sagua-Baracoa. *Purpuratus* se distribuye en los núcleos orientales montañosos, Guamuhaya y en las alturas de la Habana y Matanzas. *Squamifer* se encuentra en todos los núcleos montañosos; *sallei* en la Sierra Maestra y Guamuhaya y *pulchellus* muestra una distribución generalizada por Cuba y los cayos.

En la distribución de los grupos y de algunas especies dentro de grupos, se observan dos patrones generalizados. Los grupos y especies petrícolas cársicos se encuentran asociados a las áreas que constituyen los núcleos de evolución más antiguos de la biota cubana, como Guaniguanico (ITURRALDE-VINENT, 1988), zonas cársicas de Guamuhaya (ITURRALDE-VINENT, 1988), costa de Maisí-Guantánamo (LÓPEZ, RODRÍGUEZ Y CARDÍN, 1993), Cabo Cruz y las costas de la Habana-Matanzas (A. López, L. Montes, comun. pers.). Por otra parte, las especies arborícolas se encuentran asociadas fundamentalmente a núcleos de evolución de constitución volcánica o metamórfica.

Los patrones de distribución y evolución de los diferentes grupos morfológicos parecen estar condicionados, en lo esencial, por los eventos geológicos que determinaron la evolución de Cuba y del resto de las Antillas Mayores durante el Terciario y el Pleistoceno. Como han reconocido algunos autores, no existe un modelo que refleje con precisión la

compleja evolución del archipiélago de las Antillas Mayores (GUYER Y SAVAGE, 1986; ITURRALDE-VINENT, 1988; PERFIT Y WILLIAMS, 1989), debido a que las actuales áreas insulares han tenido diferentes relaciones geográficas y geológicas y sus respectivos territorios han sufrido notables cambios en forma y extensión.

La mayoría de las especies del género presentan una distribución muy restringida, tanto geográfica como ecológica (BARONI-URBANI, 1978; FONTENLA, en prensa b) y aparentan tener una capacidad dispersiva muy baja. Todo ello sugiere que en el modelaje de los patrones biogeográficos y evolutivos del grupo la dispersión no parece haber jugado un papel esencial, sino los procesos de radiación evolutiva dentro de las islas, facilitado por el aislamiento geográfico.

Las especies que Cuba comparte con E.E.U.U. y Las Bahamas pueden haber alcanzado estos últimos territorios durante las regresiones pleistocénicas, cuando las distancias entre estos territorios fueron mínimas. De igual modo, ello pudo facilitar la dispersión del grupo *squamifer* hacia las Bahamas. La vicarianza motivada por la última regresión pleistocénica, debió propiciar la evolución de *M. splendens* sobre estas islas. Esta especie está muy relacionada con *M. scabripes* del oriente de Cuba, como ha enfatizado BARONI-URBANI (1978).

El género *Macromischa* existe por lo menos desde el Mioceno en las Antillas Mayores, donde se ha encontrado en ámbar fósil de La Española (WILSON, 1985); aunque estos



Fig. 2. Núcleos de especies de *Macromischa* en Cuba. I. Península de Guanahacabibes. II. Cordillera de Guaniguanico. III. Norte de la Isla de la Juventud. IV. Alturas de la Habana y Matanzas. V. Alturas de Guamuhaya. VI. Sierra Maestra. VII. Costa Santiago-Maisí. VIII. Alturas de Nipe-Sagua-Baracoa. IX. Zonas llanas de Cuba. Número de especies de cada núcleo entre paréntesis.

Fig. 2. Nucleus of species of *Macromischa* in Cuba. I. Guanahacabibes Peninsulae. II. Guaniguanico Mountains. III. North of Isle of Youth. IV. Habana and Matanzas Highs. V. Guamuhaya Highs. VII. Santiago-Maisi Coast. VIII. Nipe-Sagua-Baracoa Highs. IX. Cuba low land. Species number of each nucleus between parenthesis.

depósitos pudieran datar del Eoceno (LAMBERT, FRYE Y POINAR, 1985). Durante el Mioceno las Antillas Mayores ya ocupaban su posición actual en el Caribe (PERFIT Y WILLIAMS, 1989). Las características de la distribución ecológica y geográfica, así como el elevado endemismo de los grupos morfológicos entre islas y aun dentro de las islas, sobre todo en el caso cubano, sugieren una evolución premiocénica del género en las Antillas.

Se ha planteado que las proto Antillas Mayores formaban parte de América Central nuclear (GUYER Y SAVAGE, 1986; PINDELL Y DEWAY, 1982; SIKES, MCCANN Y KAFKA 1982; HEDGE, 1989; MILLER Y MILLER, 1989). Debido a ello, el poblamiento original de estas islas debe haber sido una consecuencia de la vicarianza provocada por la fragmentación del bloque proto Antillas Mayores. Por otra parte, existen evidencias que apuntan hacia el posible hecho de que las proto Antillas Mayores fueron inicialmente un arco de islas volcánicas entre ambas Américas (MALFAIT Y DINKELMAN, 1972; CONEY, 1982; JOGLAR, 1989; PERFIT Y WILLIAMS, 1989). Así, el poblamiento original del arhipiélago sería el resultado de una dispersión sobre el mar.

De cualquier modo, los eventos vicariantes del Terciario medio entre las Antillas Mayores parecen haber determinado la evolución y diferenciación de los grupos morfológicos y el elevado endemismo insular. Proto Cuba Oriental, Norte-Centro La Española y Puerto Rico-Islas Vírgenes, conformaron un bloque único, que se fue fragmentado hacia el Oligoceno superior-Mioceno inferior (LIEBHERR, 1988; PINDEL Y BARROT, 1988; PERFIT Y WILLIAMS, 1989). Al escindirse Puerto Rico de este bloque, evolucionó sobre esta isla el distintivo grupo *isabellae*. En la Española, se diferenció el grupo *creolus*. Entre esta isla y Cuba evolucionaron diferentes especies de *sallei*, mientras que el resto de los grupos se desarrollaron en Cuba. Como se señaló previamente, durante el Pleistoceno pudo producirse dispersión de especies y grupos morfológicos desde Cuba hacia otras áreas.

Jamaica ha evolucionado bastante aisladamente del resto de las Antillas Mayores (PERFIT Y WILLIAMS, 1989). Esta isla pudo haber estado completamente sumergida entre el Eoceno y el Mioceno inferior (HEDGES, 1989), aunque existen elementos para suponer que, al menos partes de esta isla, como en el resto de las Antillas Mayores, nunca estuvieron completamente sumergidas durante las transgresiones Terciarias (BURGENS Y FRANZ, 1989; MILLER Y MILLER, 1989; PERFIT Y WILLIAMS, 1989).

Probablemente, *Macromischa* pudo haber existido sobre Jamaica, de donde se extinguió debido a los inevitables y profundos cambios ecológicos durante los períodos de subsidencia. Es también aceptable pensar que el grupo jamás existió en la isla. En cualquier caso, el fallo de una posible colonización o recolonización desde el resto de las Antillas Mayores queda justificado al considerar la escasa capacidad dispersiva y la especialización ecológica que caracterizan a la gran mayoría de las especies.

Territorios insulares cercanos a grandes fuentes de colonización, como es el caso de las Islas Caimán con respecto a Cuba, no han podido ser colonizadas por el grupo, a pesar de que existen condiciones favorables para la dispersión desde Cuba (ASKEW, 1980; MILLER Y MILLER, 1989).

Por las razones expuestas, las Antillas Menores, de origen diferente al de las Antillas Mayores y que han estado relativamente aisladas desde sus orígenes (PERFIT Y WILLIAMS, 1989) no han sido colonizadas por el género.

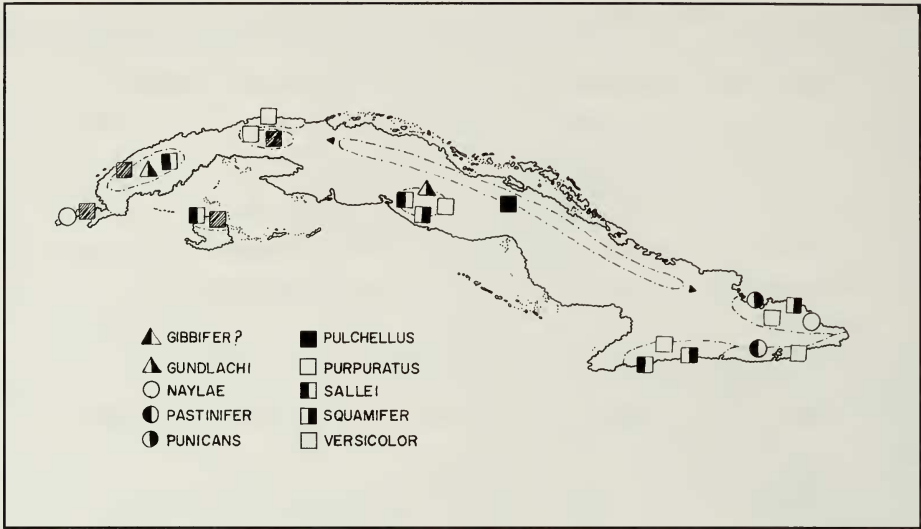


Fig. 3. Distribución geográfica de los grupos morfológicos cubanos de *Macromischa*.
Fig. 3. Geographic distribution of Cuban morphological groups of *Macromischa*.

Probablemente, *Macromischa* constituya un grupo de colonizadores antillanos de Tipo I, según WILLIAMS (1989), previo a las extensas subsidencias terciarias que sufrió el archipiélago.

Para el caso de Cuba, existen evidencias que durante el Terciario temprano y hasta el Mioceno, el territorio protocubano estuvo probablemente conformado por dos o tres bloques o grupos insulares, estando el más oriental muy relacionado con parte del territorio de la actual La Española (ROSEN, 1985; GUYER Y SAVAGE, 1986; ITURRALDE-VINENT, 1988; PERFIT Y WILLIAMS, 1989).

Desde los inicios de su evolución en Cuba, *Macromischa* podría haber estado presente de manera simultánea en estos grupos insulares, donde existen áreas que se suponen hayan estado permanentemente emergidas desde los orígenes del archipiélago protocubano (ITURRALDE-VINENT, 1988; PERFIT Y WILLIAMS, 1989, A. López, comun. pers.).

El grupo *versicolor* debió haber estado presente sólo en el archipiélago occidental. FONTENLA (en prensa b), sugirió que *M. versicolor* pudo haberse originado en las alturas cársicas de la Habana y Matanzas durante el Plioceno, que es cuando comienzan a conformarse éstas. (ITURRALDE-VINENT, 1988). Estudios recientes de la flora de estas provincias evidencian que sus costas constituyen centros de evolución más antiguos (A. López; L. Montes, comun. pers.). Probablemente, *M. versicolor*, o su ancestro, provengan de un linaje más antiguo asociado a estas costas cársicas, que haya logrado colonizar posteriormente estas alturas. La actual disyunción de las poblaciones de esta especie puede ser una consecuencia de procesos vicariantes pleistocénicos, como ha sugerido FONTENLA (en prensa b).

La distribución del grupo *gundlachi* se adapta a un patrón de evolución occidental. La disyunción Guaniguanico-Cabo Cruz de *M. gundlachi* es de difícil interpretación. *M. wheeleri*, vive en Guaniguanico y en Guamuhaya y ha sido colectada también en la Florida, lo que parece reflejar una capacidad dispersiva relativamente elevada.

El grupo *purpuratus* presenta especies petrícolas cársicas en las alturas de la Habana y Matanzas, Guamuhaya y Santiago-Maisí y arborícolas en las alturas de la región oriental. Probablemente el grupo haya estado presente de manera simultánea en los tres archipiélagos protocubanos. El grupo *squamifer* cuenta con especies petrícolas cársicas y arborícolas en Guaniguanico, arborícolas en Sierra Maestra y una especie probablemente petrícola, *M. sp3*, en la costa N de Holguín. Esta distribución sugiere una evolución independiente en los protoarchipiélagos occidental y oriental respectivamente. *M. squamifer* vive también en la región central, pero ello parece ser una consecuencia de una dispersión a partir de su núcleo original de evolución.

El grupo *sallei* debió haber evolucionado primariamente en el archipiélago oriental. En esta región existe un núcleo de especiación de especies arborícolas que se originó probablemente después de la separación de esta región con la isla norte de proto La Española. En Guamuhaya vive una especie de este grupo, *M. dissimilis*, muy relacionada con *M. bruneri* de la Sierra Maestra (BARONI-URBANI, 1978). Esta disyunción probablemente sea terciaria, como ocurre entre numerosos representantes de la flora cubana (A. López, comun. pers.).

Pastinifer debe haber evolucionado originalmente en el núcleo Santiago-Maisí. Algunas especies de este grupo han logrado dispersarse hacia otras áreas costeras cársicas. Las características corológicas de *pulchellus* son poco informativas para permitir especulaciones sobre su probable evolución en Cuba. Hasta el momento, las evidencias indican un origen oriental para *punicans* y *naylae*.

No existe información sobre la distribución del grupo *gibbifer*. Esta especie fue descrita basada en un espécimen colectado en una orquídea del género *Encyclia* (BARONI-URBANI, 1978). Este género de plantas se distribuye en zonas montañosas de Cuba (T. López, comun pers.)

Sobre la base de lo discutido, no parece aventurado consignar que los caracteres macromiscoides hayan tenido su origen en América Central Nuclear y continuado su evolución en las Antillas Mayores, donde se encuentran las especies con morfología y conducta más derivadas. El grupo ha logrado dispersarse hacia el S de E.E.U.U., donde existe un pequeño núcleo de especiación. En apariencia, no ha logrado penetrar en América del Sur, lo que sugiere su origen en América Central Nuclear desde tiempos pre-pliocénicos, previos a la última conexión geológica de ambas masas continentales.

La ausencia de filogenias propuestas no permite establecer un panorama general sobre las relaciones entre los diferentes grupos morfológicos. Podría suponerse que *pulchellus* y *sallei*, presentes tanto en el continente como en las islas y que exhiben, sobre todo el primer grupo, rasgos más generalizados, estén cercanos o hayan sido parte del tronco evolutivo original que pobló y se diferenció posteriormente en el archipiélago proto Antillas Mayores. Todo este cuadro pudiera ser muy diferente, si se considera la posible polifilia del grupo, como han sugerido BARONI-URBANI (1978) y WILSON (1988).

BIBLIOGRAFÍA

- ALAYO, R. 1986. Observaciones en himenópteros cubanos II. Subgénero *Macromischa* (Formicidae: *Leptothorax*). *Rep. Inv.*, 22:1-27.
- ASKEW, R. R. 1980. The butterfly (Lepidoptera: Rhopalocera) fauna of the Cayman Islands. *Atoll. Res. Bull.*, 241 (2): 21-128.
- BARONI-URBANI, C. 1978. Materiali per una revisione dei *Leptothorax* neotropicali appartenente al sottogenera *Macromischa* Roger, n. comb. (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Basil.*, 3 (3): 395-618.
- Borhidi, A. 1992. *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó Budapest. 858 pp.
- BURGESS, G. H., Y FRANZ, G. 1989. Zoogeography of the Antillean freshwater fish fauna. In: *Biogeography of the West Indies* Crane Press, Gainesville, Florida, pp. 263-304.
- BUSKIRK, R. 1985. Zoogeographic patterns and tectonic history of Jamaica and the northern Caribbean. *J. Biogeogr.*, 12 (3):445-461.
- CONEY, P. J. 1982. Plate tectonic constrains on the biogeography of Middle America and the Caribbean region. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 69 (3): 432-443.
- CRUZ DE LA J. 1989. Fauna. En: *Nuevo atlas nacional de Cuba*. XI.I.I. Academia de Ciencias de Cuba.
- DEYRUP, M. A. Y TRAGER, J. 1986. Ants of the Archbold Biological Station, highlands county, Florida (Hymenoptera: Formicidae). *Fla. Entomol.*, 69 (1): 201-228.
- DEYRUP, M. A., CARLIS, N., TRAGER, J Y UMPHREY G. 1988. A review of the ants of the Florida Keys. *Flor. Entomol.*, 71(2):163- 176.
- FONTENLA, J. L. (en prensa): Tres nuevas especies de *Macromischa* (Hymenoptera: Formicidae) de Cuba. *Antillea*
- FONTENLA J. L. (en prensa. b): Taxonomía y biogeografía de *Macromischa versicolor* (Hymenoptera: Formicidae) en Cuba. *Antillea*
- GUYER, S. Y SAVAGE, J. M. 1986. Cladistic relationships among anoles (Sauria: Iguanidae). *Syst. Zool.*, 35 (4): 509-531.
- HEDGES, S. B. 1989. An island radiation: allozyme evolution in Jamaican frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). *Carib. J. Sci.*, 25 (1): 123-147.
- HOLDOBLER, B., Y WILSON, E. O. 1990. *The ants*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 710 pp.
- ITURRALDE-VINENT, M. 1988. *Naturaleza geológica de Cuba*. Edit. Cient-Tecn. La Habana, 146 pp.
- JOGLAR, R. L. 1989. Phylogenetic relationships of the West Indian frogs of the genus *Eleutherodactylus*: a morphological analysis. In: *Biogeography of the West Indies* Crane Press, Gainesville, Florida, pp. 371-408.
- LAMBERT, S. B., FRYE, J. F. Y POINAR, G. O. 1985. Amber from Dominican Republic; a analysis by nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Archaeometry*, 27 (1): 43-51.
- LIEBHERR, J. K. 1988. General patterns in West Indian insects, and graphical biogeographic analysis of some circum-Caribbean *Platynus* beetles (Carabidae). *Syst. Zool.*, 37 (4): 385-409.
- LÓPEZ, A., RODRÍGUEZ, M. Y CARDÍN, A. 1993. El endemismo vegetal en Maisí-Guantánamo (Cuba Oriental). *Fontqueira*, 36:399-420.
- MALFAIT, B. T., Y DINKELMAN, M. G. 1972. Circum-Caribbean tectonic and igneous activity and the evolution of the Caribbean plate. *Bull. Geol. Soc. Am.*, 83 (2): 251-272.
- MANN, W. M. 1920. Additions to the ant fauna of the West Indies and Central America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 42 (8):403-439.
- MILLER, L. D., Y MILLER, J. Y. 1989. The biogeography of West Indian butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) a vicariance model. In: *Biogeography of the West Indies*. Crane Press, Gainesville, Florida, pp:229-262.
- PERFIT, M. R., Y WILLIAMS, E. E. 1989. Geological constrains and biological retrodictions in the evolution of the Caribbean sea and its islands. In: *Biogeography of the West Indies*. Crane Press, Gainesville, Florida, pp. 47-102.
- PINDELL, J. L., Y DEWEY, J. F. 1982. Permian-Triassic reconstruction of western Pangea and the evolution of the Gulf of Mexico/Caribbean region. *Tectonics*, 1 (1): 79-211.
- ROSEN D. E. 1985. Geological hierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 72 (4):636-659.
- SAMEK, V. 1973. Regiones fitogeográficas de Cuba. *Ser. Forest.*, 15:1-63.
- SYKES, L. R., MC CANN, W. R. Y KAFKA, A. L. 1982. Motions of the Caribbean plate during the last 7 millions years and implications for earlier movements. *J. Geophys. Res.*, 87 (5): 10656-10676.
- SNELLING, R. R. 1986. New synonymy in Caribbean ants of the genus *Leptothorax* (Hymenoptera: Formicidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 88 (1): 54-156.
- WHEELER, W. M. 1931. New and little known ts of the genera *Macromischa*, *Croesomyrmex* and *Antillaemyrmex*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 72 (1): 3-34.
- WILLIAMS, E. E. 1989. Old problems and new opportunities in West Indian biogeography In: *Biogeography of the West Indies* Crane Press, Gainesville, Florida, pp. 1-46.
- WILSON, E. O. 1985. Invasion and extinction in the West Indian ant fauna: evidence from the Dominica amber. *Science*, 229 (3): 265-272.
- WILSON, E. O. 1988. The biogeography of the West Indian ants (Hymenoptera: Formicidae). In: *Zoogeography of the Caribbean insects*. Cornell Univ. Press, Ithaca, pp:214-230.

Apéndice 1. Grupos morfológicos y especies cubanas de *Macromischa*.

Appendix 1. Cuban morphological groups and species of *Macromischa*.

Grupo gibbifer: *M. gibbifer*, **Grupo gundlachi:** *M. aguayoi*, *M. alayorum*, *M. barroi*, *M. gundlachi*, *M. senectutis*, *M. wheeleri*. **Grupo naylae:** *M. sp1*. **Grupo pastinifer:** *M. pastinifer*, *M. pastoris*, *M. schwarzi*, *M. sp2*. **Grupo pulchellus:** *M. androsanus*, *M. melanocephala*, *M. terricolus*, *M. torrei*. **Grupo punicans:** *M. punicans*. **Grupo Purpuratus:** *M. alayoi*, *M. manni*, *M. mortoni*, *M. myersi*, *M. porphyritis*, *M. purpuratus*. **Grupo sallei:** *M. affinis*, *M. bruneri*, *M. dissimilis*, *M. umbratipes*. **Grupo squamifer:** *M. sp3*, *M. barbouri*, *M. creightoni*, *M. darlingtoni*, *M. opalinus*, *M. scabripes*, *M. squamifer*, *M. violaceus*. **Grupo versicolor:** *M. anemicus*, *M. bernudezi*, *M. iris*, *M. poeyi*, *M. rugiceps*, *M. versicolor*